

Е. С. КОЖИНА

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖАБЕРНОГО АППАРАТА РЫБ В СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ИХ ПИТАНИЯ

Приспособляемость рыб к характеру пищи прежде всего вызывает соответствующую структуру рта. Планктонофаги обычно имеют верхний рот (ряпушка, укляя, синец, чехонь и др.), у бентософагов преобладает нижний рот (осетровые, лещ и др.), у хищных рыб — сильно удлинненные челюсти, позволяющие производить широкое раскрытие рта, (щука, судак, паля, лосось и др.). Соответствие структуры рта рыб характеру пищи может быть прослежено как на всем жаберном аппарате, так и на отдельных его частях. Нами изучена морфология жаберных тычинок у 355 особей рыб, относящихся к 15 видам: озерный лосось, ручьевая форель, паля, ряпушка, сиги, корюшка, щука, плотва, язь, лещ, укляя, судак, окунь, ерш и налим.

Жаберным тычинкам обычно отводится фильтрующая роль. Вместе с тем подмечено, что рыбы, питающиеся планктоном, имеют длинные и многочисленные жаберные тычинки, а у рыб хищных тычинки короткие и их небольшое количество.

Особенности в строении жаберного аппарата учитываются при исследованиях систематики рыб. Многие рыбы, нередко очень сходные между собой по ряду признаков и относящиеся даже к одному и тому же виду, имеют большие различия в количестве жаберных тычинок, их форме, вооруженности, длине и т. п. Еще большие различия в этом отношении наблюдаются между рыбами, относящимися к разным видам. Приведем отличительные признаки жаберных тычинок 12 из исследованных нами видов рыб (рис. 1).

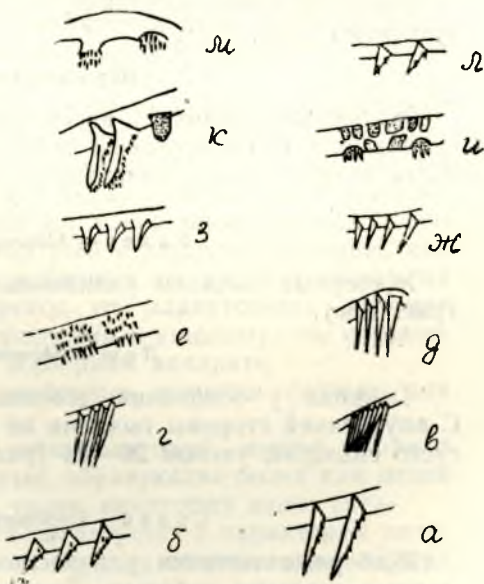


Рис. 1. Формы жаберных тычинок у взрослых рыб

Озерный лосось — *Salmo salar* ⁴*morpha sebago* Girard

Все тычинки удлинённые, шиловидные (бугорковидных нет), количество тычинок на первой дуге 17—24. Тычинки вооружены зубчиками (рис. 1 а).

Палья — *Salvelinus lepechini* (Gmelin)

Тычинки на всех дугах шиловидные, острые, удлинённые, вооружены зубчиками. Число тычинок 26 (рис. 1 б).

Ряпушка — *Coregonus albula* Linné

Все жаберные тычинки длинные, тонкие, конически удлинённые и образуют густой ряд. Число тычинок на первой дуге 36—52 (рис. 1 в).

Сиг — *Coregonus lavaretus lavaretoides* n. lacustris Prazdin

Тычинки длинные, тонкие, образуют более или менее густой ряд. На стороне, обращенной в полость рта, тычинки вооружены небольшими зубчиками. Вообще формы тычинок у разных сигов разнообразны: зубчатые, ветвистые, гладкие. Жаберные тычинки на первой дуге являются признаком, по которому определяют систематическое положение сигов (рис. 1 г).

Корюшка — *Osmerus eperlanus eperlanus* (Linné)

Тычинки длинные, тонкие, числом 33—35, зубчики на тычинках отсутствуют (рис. 1 д).

Щука — *Esox lucius* Linné

Жаберные тычинки у взрослых щук расположены отдельными пластинками, густо вооружены зубчиками и острыми зубцами, направленными вперед. Число пластинок у взрослой щуки около 26 (рис. 1 е).

Уклея — *Alburnus alburnus* (Linné)

Жаберные тычинки удлинённые, гладкие, густо сидящие, число 20 (рис. 1 ж).

Лещ — *Abramis brama* (Linné)

Тычинки у основания довольно толстые, умеренно удлинённые. С внутренней стороны тычинок не имеется зубчиков. Тычинки довольно густо сидящие, числом 20—28 (рис. 1 з).

Судак — *Lucioperca lucioperca* (Linné)

Жаберные тычинки у взрослого судака имеют вид бугорков, усаженных острыми зубцами. Тычинки грубые, толстые. Жаберная дуга вооружена пластинками, снабженными зубчиками. У судака наблюдается сильное изменение жаберных тычинок с возрастом рыб (рис. 1 и).

Окунь — *Perca fluviatilis* Linné

Тычинки грубые, толстые, трехгранной формы, на стороне, обращенной в полость рта, — густые ряды зубчиков. Крайние жаберные тычинки в виде бугорков, усаженных зубчиками по всей поверхности тычинки (рис. 1 к).

Ерш — *Acerina ttnua* (Linné)

Жаберные тычинки — конически-удлиненные с немногочисленными зубчиками. Количество тычинок 11—13 (рис. 1 л).

Налим — *Lota lota* (Linné)

Жаберные тычинки в виде коротких утолщений, густо усаженных зубчиками. Экземпляры, исследованные нами, имели на первой жаберной дуге 3—4 тычинки (рис. 1 м).

Таким образом, количество и формы жаберных тычинок чрезвычайно разнообразны. Тычинки могут быть листообразными, трехгранными, бугорковидными, с зубчиками или с веточками, гладкими и т. п. У одних рыб жаберные тычинки образуют более или менее густое сито (сиг, ряпушка, укляя); у других — тычинки имеют вид грубых бугорков, усаженных шипами, зубцами или в виде пластинок, снабженных зубцами и с возрастом изменяются (судак, щука). У некоторых рыб тычинки на всех дужках одинаковы по форме (лещ, сиг, плотва, укляя и др.), и форма их не изменяется с возрастом.

Для того, чтобы сопоставить строение жаберного аппарата рыб с характером их пищи, необходимо дать характеристику питания.

1. Рыбы — ихтиофаги, т. е. хищные, питающиеся рыбой, например, щука, налим, взрослый судак. К этой же группе относят и крупного окуня, взрослого лосося, палю, форель.

2. Бентософаги. Сюда относят: леща, ерша, язя, плотву, которые питаются бентическими организмами (личинками насекомых, ракообразными и т. п.), иногда — водной растительностью (плотва, язь).

3. Планктонофаги, или постоянные потребители планктона. К этой группе относят: ряпушку, укляю, некоторых сегов.

У взрослых хищников, как правило, тычинки грубые, малочисленные, короткие, вооружены острыми шипиками, зубчиками. У некоторых хищников (судак) вместо тычинок — бугорки, густо усаженные шипами и зубцами или пластинками (щука), снабженные острыми зубцами, которые, несомненно, содействуют удержанию крупной добычи. Чем раньше осуществляется переход рыб к хищному питанию, как например, у щуки, тем вооруженность жаберных дуг зубцами выражена сильнее. У судака наблюдается переход от планктонного питания и питания придонными бентическими формами к хищному, что согласовано с особыми приспособлениями в жаберном аппарате.

Вообще, у типичных хищников жаберные тычинки служат для удержания грубой пищи.

Рыбы, питающиеся планктоном и микробентосом, имеют тычинки длинные, тонкие, мягкие, многочисленные, образующие более или менее густое сито, как например, у ряпушки, укляя, некоторых видов сига.

Такое строение жаберного аппарата согласуется с характером питания вышеперечисленных рыб и служит им для отцеживания мелких организмов.

У бентофагов жаберные тычинки палочковидные, конически удлиненные и умеренно удлиненные. У леща тычинки умеренно удлиненные, гладкие, жаберная дуга толстая. Такое строение жаберного аппарата соответствует питанию леща. Он питается организмами, которые живут полужарывшись в песке или илу (*Pisidium*, *Sphaerium*), и для того, чтобы использовать такой бентос, лещ заглатывает грунт вместе с бентическими организмами.

Рыбы, питающиеся в значительной мере растительной пищей, как например, плотва, язь имеют жаберные тычинки короткие, палочко-

видные, малочисленные, а жаберные дуги — толстые. Такая структура жаберного аппарата соответствует характеру употребляемой пищи.

Таким образом, рыбы с грубым и редким жаберным фильтром питаются более крупными организмами, чем рыбы с густым фильтром, который приспособлен к питанию мелкими организмами.

Все вышеизложенное дает основание считать, что морфология жаберных тычинок у различных видов рыб обеспечивает последним приспособляемость к различному образу питания.

Своеобразие строения жаберных тычинок в жаберном аппарате рыб наглядно обнаруживает единство организмов и среды и указывает на адаптивный ход эволюции этого органа.

Щука на протяжении всей своей жизни хищничает. Уже с очень малых размеров, 6,8 см, в питании щуки доминирует рыбная пища. Строение жаберного аппарата щуки в различные периоды жизни согласуется с характером пищи. Пучки зубчиков на всех жаберных дугах при размерах щуки 3,1—4,4 см соответствуют питанию менее грубой пищей (рис. 2).

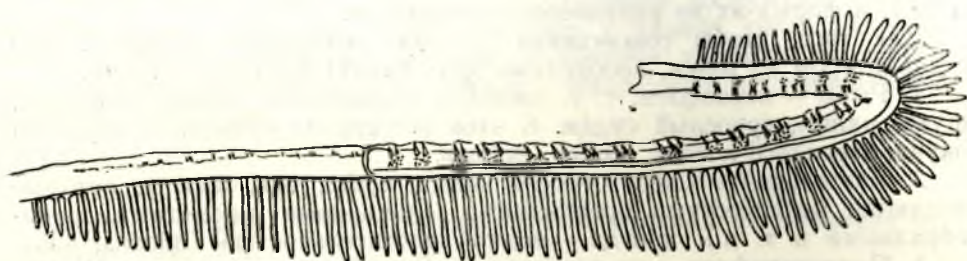


Рис. 2. Первая жаберная дуга щуки. Возраст щуки первый год, длина всего тела 68 мм

Постепенное вооружение жаберных дуг у щуки (рис. 3) согласуется с прибавлением к пище более крупных и грубых объектов питания (мальков). При возрасте более 4 лет (размер более 30 см), когда щука представляет вполне сформировавшегося хищника, видно (рис. 4), что жаберные дуги богато вооружены грубыми тычинками (зубами) и слу-

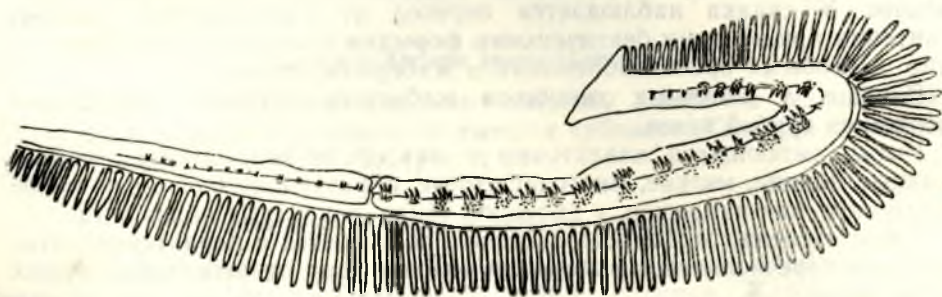


Рис. 3. Первая жаберная дуга щуки. Возраст щуки первый год, длина тела 70 мм

жат для удержания крупной добычи. Рыбы свободно могут проходить в полость рта, но обратно они выйти не могут, т. к. зубы (шпы), обращенные к пищеводу, будут удерживать добычу.

Итак, жаберный аппарат щуки адаптирован к характеру пищи.

Вторым представителем, у которого исследовались возрастные изменения в жаберном аппарате в связи с характером пищи, является

судак. Рисунки 5, 6, 7 и 8 дают представление о строении первой жаберной дужки судака в различные возрасты.

У судака в 6—7 см, при возрасте первого года, общее число жаберных тычинок на первой жаберной дуге 16—17, развитых 14, остальные в виде бугорков (рис. 5). Жаберные тычинки длинные, заостренные, конической формы. Внутренняя сторона тычинок, обращенных в полость рта, покрыта многочисленными острыми зубчиками. В дальнейшем, при длине рыбы 9 см (возраст — начало второго года) на жаберной дуге появляются между тычинками пластинки, усаженные зубчиками (рис. 6).

Позже, при длине рыбы 17 см, на жаберных дугах появляется большое количество пластинок, усаженных зубчиками и расположенных в два ряда. Тычинки укорачиваются (рис. 7). При размере судака более 60 см (возраст 13 лет), когда рыба становится настоящим хищником, мы видим, что все тычинки изменились в бугорки, густо усаженные шипами разных размеров. Центральная жаберная тычинка превратилась в мощный выступ, увеличившийся по толщине (рис. 8).



Рис. 4. Часть жаберной дуги щуки. Возраст щуки 4 года, длина всего тела 345 мм.

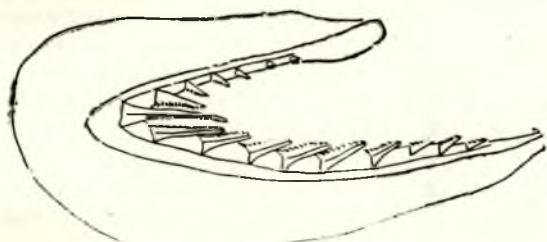


Рис. 5. Первая жаберная дужка судака. Возраст судака первый год. Длина всего тела 65,4 мм.

Судачки длиной 6—7 см имели средние жаберные тычинки длинные, крайние тычинки, по две с каждого края, в виде бугорков (рис. 5 и 6). Такое строение жаберных тычинок соответствует смешанному питанию (ракообразными и мальками рыб).

Увеличение вооруженности жаберной дуги судака (рис. 7) согласуется с питанием судака более крупными объектами, в основном мелкими рыбами. При размерах более 60 см судак — настоящий хищник, поедающий и крупных рыб. Жаберные дуги при таких размерах судака становятся сильно вооруженными (рис. 8).

Формирование и изменение жаберного аппарата, начиная со стадии малька и кончая старшими возрастными, нетрудно проследить на окуне, который в первый период своей жизни питается планктоном, затем бентосом, а позже становится хищником.



Рис. 6. Первая жаберная дужка судака. Возраст судака 1 год, длина всего тела 93 мм.

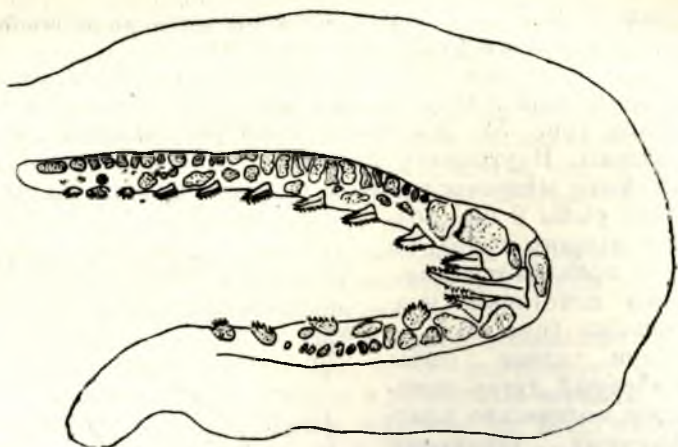


Рис. 7. Первая жаберная дужка судака. Возраст судака 3 года, длина тела 170 мм.

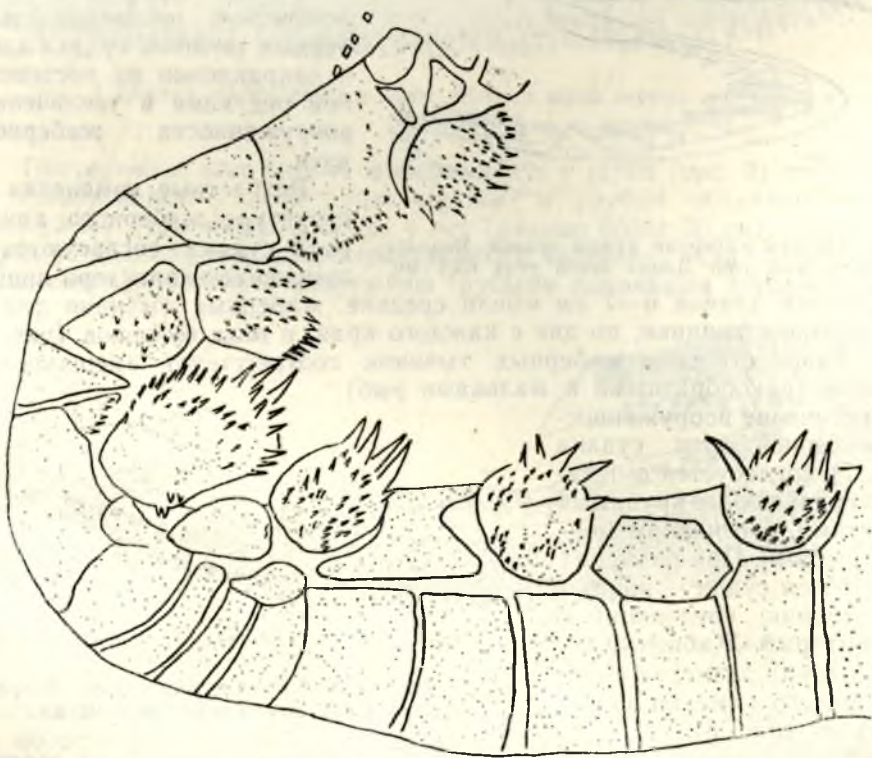


Рис. 8. Часть жаберной дужки судака. Возраст судака 14 лет. Длина всего тела 710 мм.

Морфологические изменения жаберного аппарата окуня представлены на рис. 9—13. У окуня длиной 1,4 см на первой жаберной дуге появляется только 4—7 тычинок (рис. 9).



Рис. 9. Первая жаберная дуга окуня. Возраст окуня первый год. Длина всего тела 14 мм.

При длине окуня между 1,4 см и 7 см происходит окончательное формирование жаберных тычинок. Тычинки на первой дужке длинные и с зубчиками, на других — постепенно образуются бугорки с шипиками (рис. 10 и 11). Окунь размером 20 см имеет тычинки трехгранной формы с большим количеством зубчиков. Крайние тычинки в виде бугорков и гуще усажены шипиками (рис. 12). Окунь длиной 30 см представляет собой вполне сформировавшегося хищника и имеет жаберные тычинки грубые, толстые,

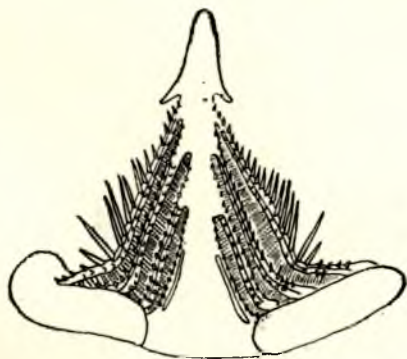


Рис. 10. Жаберный аппарат окуня. Возраст окуня — первый год, длина всего тела 40 мм.

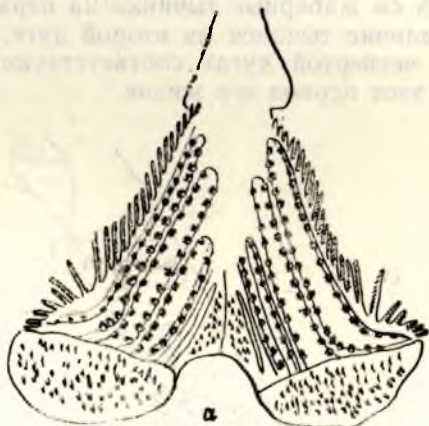


Рис. 11. а) Жаберный аппарат окуня. б) Первая жаберная дуга окуня. Возраст окуня — второй год (1+). Длина всего тела 71 мм.



с большим количеством зубчиков, крайние — в виде бугорков с шипиками (рис. 13).

Рассмотренные изменения в структуре жаберного аппарата окуня согласуются с характером пищи окуня разных возрастных стадий.

Окунь длиной от 1,4 до 6,7 см питается планктоном, бентос для него в этом возрасте как случайная пища. Пища окуня от 7 до 15—20 см состоит из бентоса с примесью рыбного питания, и окуни свыше 20 см питаются представителями крупного бентоса и рыбами. У окуня до

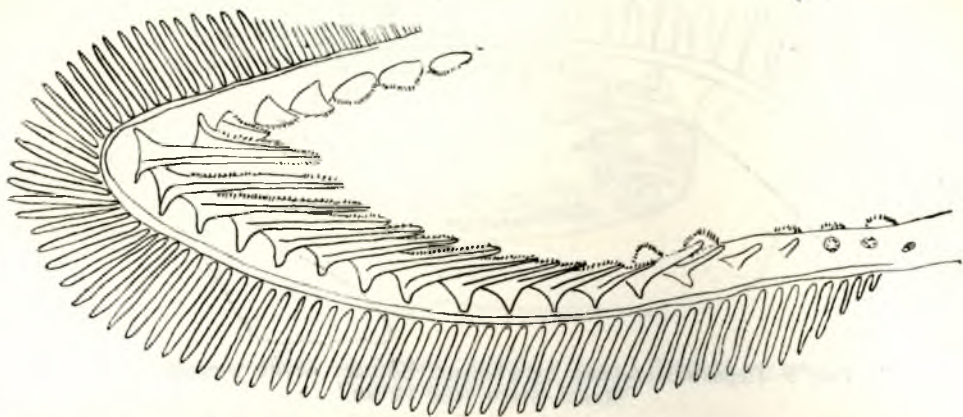


Рис. 12. Первая жаберная дуга окуня. Возраст окуня 8 лет, длина всего тела 206 мм.

5,5 см жаберные тычинки на первой жаберной дуге — длинные, тонкие, наличие тычинок на второй дуге, а также пучков зубчиков на третьей и четвертой дугах соответствуют питанию мелкими объектами пищи в этот период его жизни.

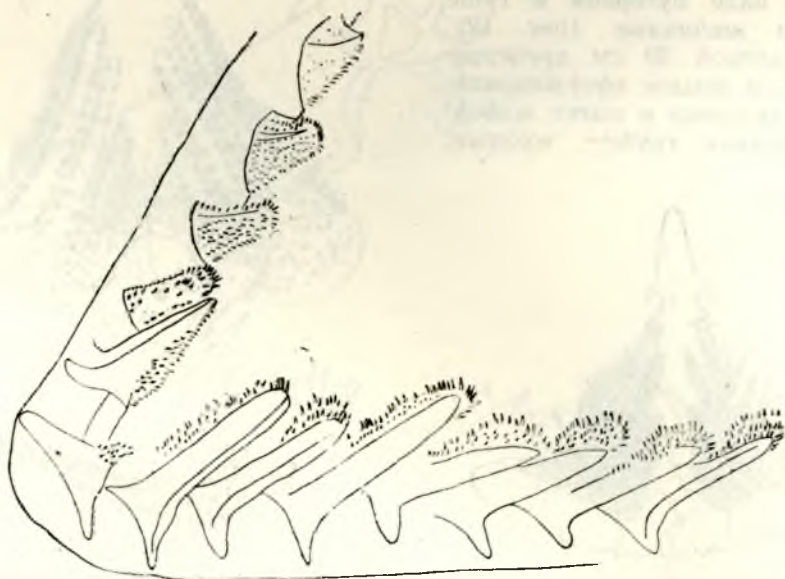


Рис. 13. Первая жаберная дуга окуня. Возраст окуня 14 лет, длина всего тела 303 мм.

Такой жаберный аппарат является фильтром для отсеживания из воды мелких объектов питания. С переходом окуня на более грубую пищу, состоящую из представителей бентоса и рыб, можно проследить превращение тычинки в бугорки.

В противоположность судаку и окуню, у которых наблюдается изменение структуры жаберных тычинок в зависимости от возраста, у леща таких изменений жаберных тычинок не происходит: форма жаберных тычинок на всех дугах одинакова, как у молодых, так и у взрослых лещей. Лещ, среди рассмотренных рыб, является рыбой, у которой нет резких переходов в питании. Уже с очень малых размеров (2,5 см) в пище леща первенствующее значение имеет бентос.

Подводя итог данным возрастным изменениям жаберного аппарата щуки, судака, окуня и леща, можно сказать, что каждому типу питания соответствует определенная структура тычинок в жаберном аппарате.